幼生時期を考慮したフジツボのダイナミックス (関数方程式の解のダイナミクスとその周辺)

神岡, 勝見

数理解析研究所講究録 1254 巻 2002 年 55-63

幼生時期を考慮したフジツボのダイナミックス

東京大学大学院数理科学研究科 神岡 勝見 (KAMIOKA Katumi)
Department of Mathematical Sciences,
University of Tokyo.

1 はじめに

フジツボの個体数の時間変化を記述した数理モデルが１９８６年に Iwasa & Roughgarden によって提案されている。彼らは、定常解の存在とそれが安定であるための必要条件を発見し、数値計算も行っている。モデルの成体死亡率は年齢依存であるけれど、潮間帯の非占領面積が無くなると個体同士が体の一部を重ねるように成長していくために定着力が弱まり岩場から剥がれ安くなって死亡率が高くなる効果もあるのが実際の生物である。これを踏まえて死亡率を制御した数値計算を行った結果として幼生の放出量が少ないときは非自明定常解が漸近安定で、多いときはリミットサイクルといえるような数値解を確認している。[1]

本研究では、成体の死亡率が年齢だけではなく非占領面積にも依存すると仮定して改良（拡張）したモデルを解析する。再生産率 R_0 の定義とその具体的な表示式の導出をしてから、定常解の存在やその安定性と R_0 との関わりを明らかにする。数値計算によってすでに示唆されている安定性の一部が解析結果として得られた。

2 モデル方程式の説明

海の満ち引きによって海から出たり、海面下に隠れてしまう潮間帯にフジツボ（成体）は固着している。成体は、年齢とともに固着面積を広げながら成長し、成熟すると幼生を放出するようになる。海中に放出された幼生は漂いながら再び潮間帯に近づいてくる。もしその場所が空いていたらそこへ定着し、空いていなかったら再び海中を漂って別の場所に定着する。定着と放出の繰り返しで次々と世代を重ねていく。フジツボは固着して成体として生きている段階と、幼生として海を漂っている段階のふたつがある。特に、固着性であるということから、幼生の時期に別の離れた場所に生存範囲を拡大している。従って、幼生のダイナミックスを考慮にいれることは不可欠である。

本研究では、成体の死亡率が年齢 a と非占領面積 $F(t)$ に依存すると仮定して時刻 t における（定着してからの）年齢 a の成体の個体数 $p(a,t)$ の変化を記述する

方程式を改良（拡張）する：

$$\frac{\partial}{\partial t}p(a,t)+\frac{\partial}{\partial a}p(a,t)=-d(a,F(t))p(a,t),\ t>0,\ 0<a<\omega. \tag{1}$$

単位時間当たり、非占領面積 $F(t)$ に比例した定着率 $cF(t)$ と死亡率 v で幼生の個体数 $L(t)$ は減少する。ただし時刻 t において年齢 a の各成体が占めている面積 $s(a)p(a,t)$ を全年齢すなわち 0 から寿命 ω にわたって積分した全占領面積を全面積 A から引いたものが $F(t)$ である：

$$F(t)=A-\int_0^\omega s(a)p(a,t)da. \tag{2}$$

また $m(a)p(a,t)$ を全年齢にわたって積分したものが時刻 t における総放出量になる。従って幼生の変化を記述した方程式は次で与えられる：

$$\frac{d}{dt}L(t)=-vL(t)-cF(t)L(t)+\int_0^\omega m(a)p(a,t)da. \tag{3}$$

時刻 t に定着した個体数が境界値 $p(0,t)$ であるから

$$p(0,t)=cF(t)L(t). \tag{4}$$

初期値

$$p(a,0)=p_0(a),\ L(0)=L_0 \tag{5}$$

は非負で、$F(0)=A-\int_0^\omega s(a)p_0(a)da\le 0$ を満たすものとする。

以下の章で初期境界値問題 (1)-(5) の解析を行う。

3 初期境界値問題の適切性

仮定 1. *(i)*$s\in AC_+(0,\omega), m\in L_+^\infty(0,\omega), d(\cdot,F)\in L^1_{loc+}[0,\omega), A, v, c$ は正定数とする。

(ii) $\lim_{a_0\to\omega}\int_0^{a_0} d(a,F)da=\infty,\ d_F(\cdot,F):=\dfrac{\partial d(\cdot,F)}{\partial F}\le 0$ かつ有界 $(F\in\mathbb{R})$, $d(a,F)$ は F に関してリプシッツ連続とする。

仮定 2. $s'(a)\le s(a)d(a,0)(0\le a\le\omega)$.

$0\le F(t)\le A(t\ge 0)$ が満たされるためには上の仮定 2 が必要である。これは、非占領面積がゼロのときに死亡率がある程度高い。つまり各年齢 a において成体が占める面積の成長速度よりも死亡によって空く面積の方が大きいということを意味している。

簡単のために $B(t) := p(0,t), l(a,t,x;F) := \exp\left(-\int_0^x d(a-\xi, F(t-\xi))d\xi\right)$ とする。後者は、x 時間生き抜いて時刻 t に年齢 a として生存している確率（生存確率）を意味する。(2) と (5) を積分して $p(a,t)$ と $L(t)$ を消去すると

$$\begin{aligned} F(t) &= A - \int_0^t s(a)B(t-a)l(a,t,a;F)da \\ &\quad - \int_t^\omega s(a)p_0(a-t)l(a,t,t;F)da, \ t \geq 0, \end{aligned} \tag{6}$$

$$B(t) = \int_0^t K(t,a;F)B(a)da + G(t;F), \ t \geq 0 \tag{7}$$

が得られる。ただし

$$K(t,a;F) = cF(t)\int_a^t m(\sigma-a)l(\sigma-a,\sigma,\sigma-a;F)\exp\left(-\int_\sigma^t (v+cF(\xi))d\xi\right)d\sigma,$$

$$\begin{aligned} G(t;F) = cF(t)\Bigg[&\int_0^t \int_\sigma^\omega m(a)p_0(a-\sigma)l(a,\sigma,\sigma;F)da\exp\left(-\int_\sigma^t (v+cF(\xi))d\xi\right)d\sigma \\ &+L_0\exp\left(-\int_0^t (v+cF(\xi))d\xi\right)\Bigg]. \end{aligned}$$

任意の $F \in C[0,T]$ に対して B に関する nonconvolution 型 Volterra 積分方程式 (7) の解が一意的に存在する。この B について陰的に解いた解 $B(\cdot;F) \in C[0,T]$ を (6) に代入すると：

$$\begin{aligned} F(t) &= A - \int_0^t s(a)B(t-a;F)l(a,t,a;F)da \\ &\quad - \int_t^\omega s(a)p_0(a-t)l(a,t,t;F)da, \ t \geq 0. \end{aligned} \tag{8}$$

例えば関数空間を

$$X := \{F \in C[0,T]; \|F\|_X := \max_{0\leq t\leq T}|F(t)| \leq N := s(A + \|s\|_\infty\|p_0\|_1)\},$$

作用素 $\mathcal{H}$ を (8) の右辺で定義する：

$$\begin{aligned} \mathcal{H}(F)(t) &:= A - \int_0^t s(a)B(t-a;F)l(a,t,a;F)da \\ &\quad - \int_t^\omega s(a)p_0(a-t)l(a,t,t;F)da. \end{aligned}$$

このとき $\mathcal{H}(X) \subset X$ かつ各 $n \in \mathbb{N}$ に対して

$$\|\mathcal{H}^n(F) - \mathcal{H}^n(F')\|_X \leq \frac{C(T,N)^n T^n}{n!}\|F-F'\|_X$$

を満たす正定数$C(T,N)$が存在するので、縮小写像の原理により$\mathcal{H}$の不動点Fが一意的に存在する。また$0 \le t < t_0 \le T$で$F(t) \ge 0$かつ$F(t_0) = 0$とすると積分方程式より$B(t_0; F) = 0$であり、仮定2より

$$\frac{d}{dt}F(t_0) = -\int_0^{t_0} (s'(t_0 - a) - s(t_0 - a)d(t_0 - a, 0))l(t_0 - a, t_0, t_0 - a; F)B(a; F)da$$
$$- \int_0^{\omega - t_0} (s'(a + t_0) - s(a + t_0)d(a + t_0, 0))l(a + t_0, t_0, t_0; F)p_0(a)da \ge 0.$$

ゆえに$F(t) \ge 0 (0 \le t \le T)$。従って$K \ge 0, G \ge 0$となるから積分方程式の解$B(a; F)$は非負である。これより、$F(t) \le A(0 \le t \le T), p(a,t) \ge 0, L(t) \ge 0(0 \le t \le T)$が順次示される。以上の操作を繰り返して解を延長すると$p(a,t) \ge 0, L(t) \ge 0, 0 \le F(t) \le A(0 \le t < \infty)$が導かれる。

4 再生産率 (R_0) の定義

ここでは解析する上で大切なパラメーター・再生産率R_0の定義とその具体的表示式を導く。

定義 3. 成体と幼生が全くいない海域に放たれた一匹の幼生が一生の間に再生産（定着して放出）した幼生の期待値をR_0と定義する。

放たれた一匹の幼生が時刻tに幼生として生存している確率$\eta(t)$はこれは、単位時間当たりの死亡率vと定着率cAで減少していくから、

$$\frac{d}{dt}\eta(t) = -(v + cA)\eta(t)$$

の解として得られる。つまり$\eta(t) = \exp(-(v + cA)t)$である。一方、$t$時間後に年齢$a$の成体になっている確率密度$\rho(a,t)$は、時刻$t$における定着確率は$\rho(0,t) = cA\eta(t)$であることに注意すると、

$$\rho(a,t) = \begin{cases} \rho(0, t-a)l(a,t,a;A), & a \le t, \\ 0, & a > t \end{cases}$$

である。時刻tに放出される幼生の期待値を時刻0から∞まで積分すれと再生産率の具体的表示が得られる：

$$R_0 = \int_0^t \int_0^\omega m(a)\rho(a,t)dadt = \frac{cAM(A)}{v + cA}.$$

ただし、定着に成功した1個体が一生の間に放出する幼生の期待値と生存確率をそれぞれ

$$\begin{aligned} M(A) &:= \int_0^\omega m(a)l(a;A)da, \\ l(a;A) &:= l(a,t,a;A) = \exp\left(-\int_0^a d(a-\xi, A)da\right) = \exp\left(-\int_0^a d(\xi, A)da\right) \end{aligned}$$

5 定常解の存在

定常解 (p^*, L^*) は次の微分積分方程式の解として得られる。

$$\begin{cases} \dfrac{d}{da}p(a) = -d(a,F)p(a),\ 0 < a < \omega, \\ p(0) = cFL, \\ F = A - \displaystyle\int_0^\omega s(a)p(a)da, \\ 0 = -vL - cFL + \displaystyle\int_0^\omega m(a)p(a)da. \end{cases} \tag{9}$$

自明定常解 $(p^*, L^*) = (0,0)$ は明らかに存在するので、非自明定常解の存在を示す。
(9) を積分方程式に変形し、$p(a,t)$ を消去する：

$$\begin{cases} 1 = \psi(F) := \dfrac{cFM(F)}{v + cF}, \\ L = \dfrac{A - F}{cFS(F)}. \end{cases}$$

但し、定着してから年齢 a まで生存する確率、平均占領面積、平均放出個体数はそれぞれ

$$\begin{aligned} l(a;F) &:= l(a,t,a;F) = \exp\left(-\int_0^a d(\xi,F)d\xi\right), \\ S(F) &:= \int_0^\omega s(a)l(a;F)da, \\ M(F) &:= \int_0^\omega m(a)l(a;F)da. \end{aligned}$$

仮定 1 の下で ψ は狭義単調増加関数であり $\psi(0) = 0, \psi(A) = R_0$ なので $R_0 > 1$ ならば $\psi(F^*) = 1$ を満たす $F^* \in (0,A)$ が唯一つ存在する。要するに

定理 4. $R_0 \le 1$ ならば自明定常解のみが存在し、$R_0 > 1$ ならば自明定常解と非自明定常解 $(p^*(a), L^*) = \left(cF^*L^*l(a;F^*), \dfrac{A - F^*}{cF^*S(F^*)}\right)$ が存在する。

6 自明定常解の安定性

$p(a,t) = p^*(a) + x(a)e^{\lambda t}, L(t) = L^* + ye^{\lambda t}, F(t) = F^* + ze^{\lambda t}(\lambda \in \mathbb{C})$ を (1)-(4) に代入して方程式を線形化すると

$$\begin{cases} \lambda x(a) + x'(a) = -d(a,F^*)x(a) - d_F(a,F^*)cF^*L^*l(a,F^*)z, \\ x(0) = c(yF^* + L^*z), \\ \lambda y = -vy + \int_0^\omega m(a)x(a)da - c(L^*z + yF^*), \\ z = -\int_0^\omega s(a)x(a)da. \end{cases}$$

$F^* = A, L^* = 0$ としたときの特性方程式は

$$f_0(\lambda) := \lambda + v + cA\left(1 - \int_0^\omega m(a)l(a;A)\exp(-\lambda a)da\right) = 0$$

である。$\dfrac{df_0(\lambda)}{d\lambda} > 0$ より実根 λ^* が唯一つ存在する。更に $f_0(0) = (v+cA)(1-R_0)$ より、$R_0 < 1$ ならば $\lambda^* < 0$、$R_0 > 1$ ならば $\lambda^* > 0$ である。一方、虚数根 $\alpha + \beta i(\alpha \geq \lambda^*, \beta \neq 0)$ の存在を仮定すると、

$$\begin{aligned} 0 = Ref_0(\alpha + \beta i) &= \alpha + v + cA\left(1 - \int_0^\omega m(a)l(a;A)\exp(-\alpha a)\cos(\beta a)da\right) \\ &> \lambda^* + v + cA\left(1 - \int_0^\omega m(a)l(a;A)\exp(-\lambda^* a)da\right) = f_0(\lambda^*) = 0 \end{aligned}$$

という矛盾が導かれる。ゆえに $\alpha < \lambda^*$ である。以上より次が得られる。

定理 5. $R_0 < 1$ ならば自明定常解は局所漸近安定で、$R_0 > 1$ ならば不安定である。

7 非自明定常解の安定性

$\epsilon = R_0 - 1$ とおき、$\epsilon > 0$ が十分小さいときの安定性を考察する。

仮定 6. 死亡率 $d(a,F)$ が年齢依存の死亡率 $d_1(a)$ と非占領面積依存の死亡率 $d_2(F)$ の和（すなわち $d(a,F) = d_1(a) + d_2(F)$）になっていると仮定する。ただし次を満たすとする。

(1) $d_1 \in L^1_{loc+}(0,\omega)$, $\lim_{a_0 \to \infty} \int_0^{a_1} d_1(a)da = \infty$,

(2) $d_2 \in C^1_+(\mathbb{R})$ かつリプシッツ連続、$\dfrac{dd_2(F)}{dF} \leq 0$、

$$d_2(F) = \begin{cases} d_{2c} & , F \leq \kappa_1 A, \\ d_{2m}(F) & , \kappa_1 A < F < \kappa_2 A, \\ 0 & , \kappa_2 A \leq F. \end{cases}$$

但し $0 < \kappa_1 < \kappa_2 < 1$ とする。

この仮定6の下で次が成立する。

定理 7. $R_0 = 1 + \epsilon$（$\epsilon > 0$ 十分小）ならば非自明定常解は局所漸近安定である。

以下この証明を行う。

はじめに考える範囲を $1 \le R_0 \le \dfrac{\frac{v}{\kappa_2} + cA}{v + cA}$ に限定しておく。この状況は $\kappa_2 A \le F^* \le A$ と同値であるから $\dfrac{dd(\cdot, F)}{dF} = 0$ かつ $d(a, F) = d_1(a)$ に注意すると、特性方程式は

$$f(\lambda) = (\lambda + v)(1 + cL^* S(\lambda)) + cF^*(1 - M(\lambda)),$$

但し

$$\begin{aligned}
M(\lambda) &:= \int_0^\omega m(a) l_1(a) \exp(-\lambda a) da, \\
S(\lambda) &:= \int_0^\omega s(a) l_1(a) \exp(-\lambda a) da, \\
l_1(a) &:= \exp\left(-\int_0^a d_1(\xi) d\xi\right).
\end{aligned}$$

とする。

$R_0 = 1 + \epsilon (\epsilon \ge 0)$ とおき、$M := M(0), S := S(0)$ とすると、定常解は ϵ の関数 $F^*(\epsilon) = \dfrac{vA}{(v + cA)(1 + \epsilon) - cA}, L^*(\epsilon) = \dfrac{(v + cA)\epsilon}{cvS}$ であり、次が成立する：

$$\begin{aligned}
F^{*\prime}(\epsilon)|_{\epsilon=0} &:= \left.\frac{d}{d\epsilon} F^*(\epsilon)\right|_{\epsilon=0} = -A(v + cA) < 0, \\
L^{*\prime}(\epsilon)|_{\epsilon=0} &:= \left.\frac{d}{d\epsilon} L^*(\epsilon)\right|_{\epsilon=0} = \frac{v + cA}{cvS} > 0.
\end{aligned}$$

部分積分で特性方程式を変形する:

$$f(\lambda, \epsilon) = f_0(\lambda) + g(\lambda, \epsilon),$$

但し

$$\begin{aligned}
f_0(\lambda) &= \lambda + v + cA(1 - M(\lambda), \\
g(\lambda, \epsilon) &= \left\{\frac{v + cA}{vS}\left(s(0) - \int_0^\omega [d_1(a)s(a) - vs(a) - s'(a)] l_1(a) \exp(-\lambda a) da\right)\right. \\
&\quad \left. - \frac{A(v + cA)(1 - M(\lambda))}{v + \epsilon(v + cA)}\right\}\epsilon.
\end{aligned}$$

定義 8. 特性方程式の根（固有値）の集合 $\Lambda(\epsilon)$ を定義する：

$$\Lambda(\epsilon) := \{\lambda \in \mathbb{C}; f(\lambda, \epsilon) = 0\}.$$

補題 9. $\Lambda(0)\cap\mathbb{R}=\{0\}$、更に $\Lambda(0)\cap\{\lambda\in\mathbb{C};Re\lambda\geq\eta\}=\phi$ を満たすような定数 $\eta<0$ が存在する。

Proof. $\lambda\in\mathbb{R}$ に対して

$$\frac{\partial f(\lambda,0)}{\partial\lambda}=\frac{df_0(\lambda)}{d\lambda}=1+cA\int_0^\omega m(a)l_1(a)a\exp(-\lambda a)da>0,$$
$$f_0(0)=v+cA(1-M)=v+cA\left(1-\frac{v+cA}{cA}R_0\right)=v+cA-(v+cA)=0.$$

従って実数根は 0 だけである。次に虚数根 $\alpha+\beta i(\alpha\geq 0,\beta\neq 0)$ の存在を仮定すると

$$\begin{aligned}0=Ref_0(\alpha+\beta i)&=\alpha+v+cA\left(1-\int_0^\omega m(a)l_1(a)\exp(-\alpha a)\cos(\beta a)da\right)\\&>v+cA(1-M(\alpha))\geq v+cA(1-M)=f_0(0)=0\end{aligned}$$

が導かれるので矛盾である。 □

補題 10. 十分大きな L に対して $\Lambda(\epsilon)\cap\{\lambda\in\mathbb{C};Re\lambda\geq\eta,|\lambda|>L\}=\phi$

Proof. Riemann-Lebesgue の定理と $\lim_{Re\lambda\to\infty}\exp(-\lambda a)=0$ により $\lim_{|\lambda|\to\infty,Re\lambda\geq\eta}|S(\lambda)|=\lim_{|\lambda|\to\infty,Re\lambda\geq\eta}|M(\lambda)|=0$ である。従って L を十分大きくとると、$|\lambda|>L,Re\lambda\geq\eta$ に対して

$$|f(\lambda,\epsilon)|\ \geq\ |\lambda+v||1+cL^*(\epsilon)S(\lambda)|-|cF^*(\epsilon)(1-M(\lambda))|>0$$

が成立する。つまり根は存在しない。 □

仮定 11. 補題１０の同じ L を用いて領域 Σ を定義する：

$$\Sigma:=\{\lambda\in\mathbb{C};Re\lambda\geq\eta,|\lambda|\leq L\}.$$

補題 12. *(i)* $f_{0min}:=\min_{\lambda\in\partial\Sigma}|f_0(\lambda)|>0$ が存在する。
(ii) $Re\lambda\geq\eta$ である $\lambda\in\mathbb{C}$ と任意の $\epsilon\geq 0$ に対して $|g(\lambda,\epsilon)|\leq G\epsilon$ を成立させるような定数 $G>0$ が存在する。
(iii) $\epsilon\leq\frac{f_{0min}}{G}$ ならば、$\partial\Sigma$ 上で $|f_0(\lambda)|>|g(\lambda,\epsilon)|$ である。

Proof. (i) $\partial\Sigma$ 上に根が無いことから明らかである。
(ii)

$$\begin{aligned}|g(\lambda,\epsilon)|\leq\Bigg\{&\frac{v+cA}{vS}\left(s(0)+\|s\|_\infty e^{-\eta\omega}+\int_0^\omega(vs(a)+s'(a))l_1(a)\exp(-\eta a)da\right)\\&+\frac{A(v+cA)(1+M(-\eta))}{v}\Bigg\}\epsilon=:G\epsilon.\end{aligned}$$

(iii)(i)(ii) より明らかである。 □

補題 13. $\epsilon \leq \frac{f_{0min}}{G}$ ならば Σ 内には $\epsilon = 0$ のときの根 0 が ϵ に関して連続的に変化した根 $\lambda^*(\epsilon)$ が唯一つ存在する。そしてそれは ϵ が十分小さいとき負である。

Proof. 補題１２と Rouché の定理により前半は明らかである。後半は、

$$\begin{aligned}\frac{\partial}{\partial\lambda}f(0,0) &= 1 + cA\int_0^\omega m(a)l_1(a)ada > 0,\\ \frac{\partial}{\partial\epsilon}f(0,0) &= vcL^{*\prime}(0)S + cF^{*\prime}(0)(1-M) > 0\end{aligned}$$

であるから陰関数定理より

$$\left.\frac{d\lambda^*(\epsilon)}{d\epsilon}\right|_{\epsilon=0} = -\frac{\frac{\partial}{\partial\epsilon}f(0,0)}{\frac{\partial}{\partial\lambda}f(0,0)} < 0.$$

すなわち ϵ が 0 から正になるとき $\lambda^*(\epsilon)$ は負になる。 □

以上で定理７が証明された。

参考文献

[1] Iwasa,Y.,Roughgarden,J.: Dynamics of a metapopulation with space-limited subpopulations. Theor. Popu. Bio. **29**, 235-261 (1986)